第 42 卷 第 1 期
1999 年 2 月

昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA

Vol.42, No.1
Feb., 1999

昆虫滞育的研究进展*

徐卫华
（中国科学技术大学生命科学学院，合肥 230026）

摘要 对于大多数昆虫种群，滞育是一个生长发育过程中的选择，生物体具有识别周围环境改变的能力，通过调节昆虫自身内分泌机制，进而决定是否进入滞育状态。滞育可以发生在昆虫生命过程中的任何时期，其中卵期是最适昆虫滞育的时期之一。本文综述昆虫滞育，特别是卵滞育的研究，主要集中在以下方面：个体生态学、环境生理学、内分泌学、生物化学和分子生物学。

关键词 昆虫，滞育，胚期

昆虫最早出现在地球上大约是 3.8 亿年前[1~2]，是一些无翅类昆虫，伴随昆虫翅的进化，长距离移动能力的形成，以致生活空间扩大，避开了昆虫各物种的食料资源的竞争，加之变态和滞育等生活适应性的获得，使昆虫种群数大大增加，成为地球上最繁盛的物种[3]。

昆虫属于变温动物，其生命活动受环境条件的制约，极端的高温或低温影响其正常生活，同时也威胁昆虫种和个体的生命维持。在漫长的进化过程中，昆虫对环境条件的不断适应和环境对昆虫个体的选择，最终出现了昆虫滞育的特性。滞育对昆虫种的延续有二方面的意义，一是度过不良环境，维持种和个体生存；二是为了群体发育齐一，增强雌雄个体间交配的机率，以利产生更多的后代，保证“种”的繁衍。如热带昆虫发生滞育，并不因为低温寒冷，主要是为了保证群体发育一致，主动停止发育[4]。本文就昆虫滞育，特别是卵滞育的研究进展作一介绍。

1 昆虫滞育的个体生态学研究

昆虫滞育的个体生态研究可视作昆虫滞育研究的第一阶段，按时间划分大致为 1900～1920 年。调查了各种昆虫在什么发育时期进入滞育状态，一般划分为：卵滞育、幼虫滞育、蛹滞育和成虫滞育。滞育类别的划分和昆虫形态学上的类似性没有必然联系，而是由各个昆虫的生活史来决定的。如同属于泌丝昆虫的家蚕（*Bombyx mori*）和柞蚕（*Antheraea pernyi*），形态学上比较相似，但前者为卵滞育，后者为蛹滞育。

2 昆虫滞育的环境生理学研究

滞育的诱导和解除可以视作滞育研究的第二阶段，时间大致在 1920～1950 年。其中最具

* 中国科学院“九五”生命科学特别资助基金（批准号：STZ-2-08）；中国科学院“九五”基础性研究青年基金（批准号：JQ-6-01）资助
1997-11-24 收稿，1998-04-08 收修改稿

代表性的研究成果是 Watanabe（1924）等人发现二化性家蚕品种的胚子用高温（25℃）保育，次代卵为滞育卵；如用低温（15℃）保育，次代卵为非滞育卵；中间温度（20℃）保育，长光照（12 h 以上）为滞育卵，短光照（12 h 以下）为非滞育卵[5]。人工处理滞育卵使之打破滞育特性是由法国、意大利学者最初发现的，后来日本学者的进一步研究达到完全实用化，如产卵后 20 h，用 1.075 比重的盐酸，46℃处理 5～6 min，近乎 100％的卵滞育被打破。这个时期围绕温度、光周期、湿度、营养等环境因素进行了大量调查研究，时至今日仍有不少报道。

此外，对昆虫脑、前胸腺和咽侧体的生理作用也进行了大量研究工作。如美国哈佛大学的 Williams，C.M. 对脑的作用、英国剑桥大学的 Wigglesworth，V. B. 对咽侧体的作用、日本名古屋大学的福田宗一对前胸腺作用分别作了详细的研究，发现这些内分泌器官对昆虫生长发育、蜕皮变态、滞育等具有重要的生理作用。

3　昆虫滞育的内分泌学研究

昆虫滞育的内分泌学研究主要在 1950～1970 年，对内分泌器官分泌的蜕皮激素（Moulting hormone，MH）的鉴定；1962 年完成了咽侧体分泌的保幼激素（Juvenile hormone，JH）的鉴定；脑分泌的促前胸腺激素（Prothoracicotropic hormone，PTTH）得到部分结构等。由于对这些激素功能研究的进展，建立了神经-激素系统控制滞育的理论[6~8]。(1) 幼虫和成虫滞育的诱导和解除，主要由咽侧体分泌的保幼激素量的变化来控制的。如幼虫滞育则由于咽侧体分泌的 JH 一直保持相对高的水平，维持幼虫形态不发生改变，结果出现幼虫的滞育。一旦某个时期咽侧体分泌机能衰退，MH 分泌量增加，将导致滞育的解除。在成虫阶段，咽侧体分泌活性降低，JH 量少时，卵巢形成受阻，于是进入了成虫滞育（生殖滞育）。(2) 蛹滞育的场合，由于幼虫期的短日照，化蛹后的脑激素分泌活动停止，受 PTTH 控制的前胸腺不分泌蜕皮激素，使得蛹向成虫羽化的活动停止而进入蛹滞育。如果低温或长光照，促进脑分泌细胞的活化，引发 PTTH 的分泌，指令前胸腺分泌 MH，蛹滞育就被解除。

除了上述由 PTTH-MH 及 JH 激素控制的滞育类型外，还有一个脑-咽下神经节（Suboesophageal ganglion，SG）-滞育激素（Diapause hormone，DH）内分泌体系控制的滞育[9]。受这一体系控制的滞育主要为卵滞育型，卵滞育型约占总滞育类型的 40％，这个体系主要是通过对家蚕卵滞育的研究成果确立起来的。Fukuda 和 Hasegawa（1951）分别同时用实验形态学方法发现 SG 是控制滞育的内分泌器官，Fukuda 称该分泌物为滞育因子（diapause factor），Hasegawa 称为滞育激素（DH）[10~11]。随后的一系列研究发现 SG 的分泌活性受到脑的控制，还有报道心侧体、前胸腺器官也与滞育决定相关[12]。家蚕卵滞育是由 DH 决定的新类型从 1957 年 Hasewaga 从 SG 抽提出具有生物活性的 DH 而完全确立[13]。

吕鸿声是我国最早比较系统而全面研究昆虫滞育的学者，50 年代他的研究工作几乎和当时国际上的研究同步，取得一系列重要发现和杰出成果[14~16]。(1) 明确了诱导滞育的物质应称作“滞育激素”，而不是“滞育因子”；滞育激素是在体内通过体液传递，神经索传递不是主要途径。(2)“脑”对 SG 分泌滞育激素起绝对支配作用，并且从化性遗传角度阐明“脑”对 SG 分泌滞育激素的不同调节作用。(3) 确立了“脑”是通过咽侧神经索（Circumoesophgageal connectives）来影响和支配 SG，而不是通过体液。(4) 滞育激素除了诱导昆虫滞育的

生理功能外，还表现出其他方面的生理功能，如滞育激素与虫体呼吸代谢的各种酶类活动有密切的关系。（5）根据滞育与非滞育性卵内的核酸含量分析，指出滞育诱导的机理是基因的暂时关闭，停止转录和翻译，从而停止胚胎形态发生。

4 滞育激素的分离纯化

1957年Hasegawa首次从SG抽提出具有生物活性的物质，命名为滞育激素，此后开始大规模的分离纯化工作，该工作大致可分为二个阶段。第一阶段从1958～1985年，所用材料是家蚕雄蛾头部，每次用量数百万头之多，25年间仅雄蛾头部多达数千万头之多，重量达近百公斤。抽提用有机溶剂主要有丙酮、甲醇、二氯甲烷、丁醇等。粗抽提物再经葡聚糖凝胶、琼脂糖凝胶及其它一些分子筛柱洗脱，分步收集进行DH活性鉴定。活性鉴定是把各洗脱组份注射到非滞育多化性品种（N4）的雌蛹体内，时间是化蛹后第4 d（复眼开始着色时）。羽化后和雄蛾交配，使之产卵。这些产下卵保护在25℃左右，观察10 d，滞育卵着色后不孵化，非滞育卵则继续发育最后孵化。通过这种抽提和鉴定方法，70年代中后期终于分离得到DH的二种活性组份：DH-A，分子量约为3 300±400；DH-B，分子量约为2 000±200。根据蛋白酶的作用结果，表明DH属于多肽类物质[17～18]。第二阶段是从1986～1991年，实验材料和方法均有改变。首先所用材料是在显微镜下解剖蛹的SG，5年间共解剖收集了约30万个SG。方法上采用沸水抽提法结合反相高效液相色谱（RP-HPLC），终于成功地分离纯化了DH，并测出氨基酸一级结构，显示出DH是由24个氨基酸组成的多肽[19]，分子结构如下：

Thr－Asp－Met－Lys－Asp－Glu－Ser－Asp－Arg－Gly－Ala－His－Ser－Glu－Arg－Gly－Ala－Leu－Cys－Phe－Gly－Pro－Arg－Leu－NH_2。

DH分子量是2 645，在C末端被酰胺化。每头蛹注射仅5 ng的DH，即可诱导约20%的滞育卵；人工合成的DH显示出和天然分离的DH具有同样的诱导活性，历经40年，家蚕DH结构终被查明。

5 滞育作用生理生化研究

50年代末期Chino发现家蚕卵发育进入滞育时，出现特异的碳水化合物代谢，即刚产下的滞育卵中的糖元含量要比非滞育卵显著多，一旦卵开始进入滞育，则糖元转化为山梨醇和甘油。在滞育解除时，这二种糖醇再合成糖元。由此发现以及滞育激素的进一步分离纯化，60～80年代围绕滞育的代谢过程、作用时期、信号传递等机理方面作了大量研究，其中对家蚕卵滞育研究最为系统和全面[20]，在此作主要介绍。

5.1 DH的作用靶组织和作用时期

激素主要作用在于调节物质代谢，那么DH的应答系是什么组织呢？因为滞育卵中特异地发达的碳水化合物代谢系是DH的极其有效的应答系，所以通过实验形态学手段，对卵巢、SG进行不同组合的摘除移植，测定卵巢、血液、脂肪体的碳水化合物量，证明DH的靶器官是卵巢。滞育由蛹期的SG分泌DH，经血液传递到靶组织－卵巢，引发次代卵进入滞育[21]。

有结果表明，给不滞育的多化品种蛹体注射DH后，常常得到滞育与非滞育二种混合卵。若要得到100%的滞育卵，必须在蛹期多时期、多次注射DH。可见卵的滞育与否，是以每个

卵粒来决定的，而不是整个卵巢。通过不同时期摘除 SG 和注射 DH，观察滞育卵的发生，确定了卵发育到 500～600 μg 时，即蛹复眼开始着色时期是 DH 作用的有效时期，卵细胞发育的早期及成熟期均不受 DH 影响[22]。

5.2 DH 对碳水化合物代谢的影响

Chino 最早发现蚕卵的特异性碳水化合物代谢后，研究的焦点首先集中在是否有调节碳水化合物代谢的激素存在，结果证明的确如此，DH 是使血糖降低的低血糖激素，这一研究成果主要是由 Yamashita 等人 70 年代的一系列研究确立起来的[23]。DH 首先作用于靶组织-卵巢的受体，受体通过鸟苷酸环化酶，使 cGMP 合成受阻。cGMP 含量下降的结果，提高了卵巢膜上海藻糖酶活性，使血液中的海藻糖分解成葡萄糖，葡萄糖进入卵母细胞进一步合成糖元，最终在滞育卵中糖元转化为山梨醇和甘油。从生理角度看，糖醇是对细胞组织无害的强力防冻剂，对保护昆虫卵越冬起着决定性的作用。

6 滞育的分子生物学研究

从 80 年代末到现在，围绕滞育的分子生物学研究取得重大进展，从以下几个方面作一介绍。

6.1 滞育激素分子的结构与功能

用人工合成的 DH 为抗原，注射兔子获取抗体，在蛹期 DH 分泌时期注射 DH 抗体。结果发现海藻糖酶活力下降，原来产滞育卵的则全部转变为非滞育卵。如果在注射抗体的同时加入 DH 或移植能分泌 DH 的 SG，则原来产滞育卵的仍为滞育卵。这些事实说明 DH 是一个 24 个氨基酸组成的分子是正确的[24]。

DH 分子的 C 端是否被酰胺化？Suwan 等人合成了 C 端是游离的 – COOH 和被酰胺化的 – $CONH_2$，结果表明酰胺化的有高度诱导滞育活性，而游离羧基则没有任何生物学活性。Saito 等人合成了不同长度的 DH 分子，认为 C 端是活性所必须的部位，缺乏 C 端则无活性。如把完整 DH 分子诱导滞育定为 100%，则 C 端 5 个氨基酸，Phe – Gly – Pro – Arg – Leu – NH2 就有 11% 的滞育诱导率。如 C 端有 6 个氨基酸，即在 Phe 的前面加上一个半胱氨酸（Cys），则滞育诱导率高达 70%，显示出这几个短肽分子是一个核心序列（core sequence）。如果 DH 分子缺失这几个氨基酸，则滞育诱导率为 0。反之，DH 分子的 N 端去掉几个氨基酸，则对生物学活性几乎没有什么影响[25～26]。

6.2 滞育激素基因的分离、结构特征和基因表达

Sato、Xu 等人（1993，1994，1995）克隆了 DH cDNA 和基因，核苷酸测序和基因表达研究得到一些重要发现[27～29]。（1）从 cDNA 和基因克隆结果看，DH 的第十九位氨基酸是酪氨酸，蛋白测序时第十九位推定为半胱氨酸（Cys），所以把第十九位是半胱氨酸定为 DH – I，第十九位是酪氨酸定为 DH – II，人工合成的这两种 DH 分子生物学活性几乎没有什么差别，但 DH – II 似乎是主要类型，分布也更广泛些[30]。　（2）DH 和性信息素合成激活肽（pheromone biosynthesis activating neuropeptide，PBAN）及三个食道下神经肽 α，β，γ-SGNP

由一个基因编码，这是昆虫界发现的第一例一个基因编码多个功能蛋白。PBAN也是一个重要的神经肽，控制性信息素（sex pheromone）的生物合成，过去认为由脑神经分泌细胞所分泌[31]。基因测序和基因表达的研究否定了过去的结论，认为PBAN和DH一样由咽下神经节合成、分泌。比较DH、PBAN及三个SGNP，发现它们具有一个共同的、保守的C端五肽结构：FXPRL（苯丙-X-脯-精-亮氨酸）。根据检索，昆虫表皮着色激素（melanization and reddish coloration hormone）、粘虫（*Pseudaletia separata*）的促性信息素（pheromonotropic）均有FXPRL五肽C端，故现在将这些神经肽归为FXPRL家族。FXPRL家族的神经肽均具有一定的DH活性，显示出DH分子在进化过程中的多态性。（3）DH、PBAN及三个SGNP神经肽的基因在表达时是受到怎样的调节呢？通过Northern杂交和PCR扩增的DH mRNA长度多态性分析，发现同时编码五个神经肽的DH基因先转录形成一个0.8kb的前体mRNA，再翻译形成一个大的前体多肽后经蛋白水解酶的作用，释放出DH、PBAN及三个SGNP神经肽[32]。（4）DH基因由5个内含子和6个外显子组成，长达6kb，而外显子（mRNA）仅0.8kb.表现出真核基因结构的高度复杂性。DH基因的5'上游有数个可能的转录因子调节部位，和同源异形盒基因（homeobox gene）调控序列十分相似。（5）DH mRNA定量分析表明，滞育与否，不是取决于SG是否分泌DH，而是取决于SG分泌DH的数量。二化性品种大造的滞育类蛹和非滞育类蛹的SG均具有分泌DH能力，但分泌DH量约有3倍的差[33]。（6）DH基因由于编码多个功能蛋白，基因表达一定有非同寻常之处。通过胚子保育温度与DH基因表达的相关研究，发现了温度控制的DH基因表达和发育时期依赖的基因表达二种类型，这是昆虫基因表达研究的重大突破[34]。分子杂交显出家蚕胚子用高温（25℃）催青，在胚期DH基因表达，次代卵滞育。用低温（15℃）催青，则胚期DH基因不表达，次代卵不滞育。不仅如此，还利用RT-PCR方法，从高温催青家蚕卵中克隆到DH cDNA，测序结果证明了催青温度与DH基因表达的关系[35]。这样，催青温度是通过诱导DH基因表达最终致使次代卵滞育这一关键问题得以解决。

6.3 滞育激素基因的分子遗传学研究

30～60年代对滞育的遗传学作了大量的研究，推定控制家蚕化性（根据滞育与否来划分）的基因位于第6染色体上，即决定滞育的基因在第6染色体上。Pinyarat等人利用现代分子生物学技术结合经典遗传学方法研究DH在染色体上的定位，发现了3个DH等位基因（DhA1，DhA2，DhB），DH基因是位于第11染色体上-2.2的位置[36]。这些结果和过去的不同之处有待今后深入研究。

6.4 滞育激素调控代谢过程中的关键酶——海藻糖酶的研究

DH通过一系列反应导致卵巢海藻糖酶（trehalase）活性提高，使血液中的海藻糖分解成葡萄糖，葡萄糖进入卵母细胞进一步合成糖元诱导卵滞育，故海藻糖酶是滞育激素调控代谢过程中的关键酶。80年代末开始试图克隆家蚕海藻糖酶，阐明调控代谢的分子机理。由于分离该酶工作难度大，一直未能得到完整的氨基酸序列，仅得到约20个氨基酸大小的几个片段。根据这些肽段所具有的信息进行抗体筛选和PCR靶基因扩增，均未能最终克隆海藻糖酶基因。根据大肠杆菌和兔小肠的海藻糖酶保守的氨基酸序列，合成引物扩增出家蚕海藻糖酶

基因片段。进而以此基因片段为探针筛选家蚕蛹中肠构建的 cDNA 库，得到 cDNA 完整分子，这才弄清海藻糖酶是由 564 个氨基酸组成，分子量为 64899[37]。

体内和体外的生物学分析结果表明，DH 能诱导海藻糖酶活性的增加。体外分析也表明伴随海藻糖酶活性的增加，滞育卵增加。进一步的研究表明，将 DH 注射进除去 SG 的蛹体，卵巢海藻糖酶 mRNA 增加 7 倍，不除 SG 的蛹海藻糖酶 mRNA 仅增加 3 倍。体外保育卵巢证实 DH 能提高海藻糖酶 mRNA 水平。以上结果清楚显示 DH 是通过促进海藻糖酶的 mRNA 的转录来提高海藻糖酶的数量，从而达到提高酶活性，最终改变代谢途径，诱导卵滞育[38~39]。

6.5　滞育解除过程中的关键酶-山梨醇脱氢酶的研究

滞育卵为了度过严冬恶劣环境，卵内有大量的山梨醇存在，保护卵组织不受冻害，一旦滞育解除，山梨醇又在山梨醇脱氢酶（sorbitol dehydrogenase，SDH）的作用下转化为糖元，进而分解作为胚胎生长发育的能源。近年来注意力放在 SDH 的基因研究方面，Niimi 等人查明了伴随滞育卵的解除过程，SDH 酶活力逐步提高，认为 SDH 是滞育解除过程中的一个关键酶[40]。为此利用抗体进行免疫筛选，得到阳性克隆。测序结果显示 SDH 由 348 个氨基酸组成，分子量为36 000。对 SDH 转录研究表明，滞育卵用 5℃冷藏解除滞育后，SDH mRNA 达到峰值，显示出解除滞育的卵内出现由山梨醇向糖元转化[41]。目前正试图对调控 SDH 的转录因子进行研究，查明滞育解除的分子机理。

以上对滞育的诱导和解除的分子机理研究，大大深化了人们对滞育本质的认识和了解，相信在不久的将来彻底查明滞育全过程的生理生化的分子机理。

参　考　文　献　（References）

1　Whalley P，Jarzembowski E. A new assessment of *Rhyntella*，the earliest knwon insect from the Devonian of Rhynie，Scotland. Nature，1981，291：317～319

2　钦俊德．昆虫与植物的关系．北京：科学出版社，1987，1～10

3　Pearse V，Pearse J. Living Invertebrates. Boston：Blackwell Scientific Publications，1987，573～652

4　Yamashita O，Hasegawa K. Embryonic diapause. In：Kerkut G A and Gilbert L I eds. Comprehensive Insect Physiology，Biochemistry and Pharmacology. Vol 1，Oxford：Pergamon Press，1985，407～434

5　Watanabe K. Studies on the voltinism in *Bombyx*. J. Dep. Agric. Kyushu Imperial Univ. 1924，4：1～93

6　Williams C M. Physiology of insect diapause，IV. The brain and prothoracic glands as an endocrine system in the cecropia silkworm. Biol. Bull. 1952，103：120～138

7　De Wilde J. Hormone and the environment. Men. Soc. Endocrinol. 1970，18：487～514

8　Denlinger D L. Hormonal control of diapause. In：Kerkut G A. and Gilbert L I eds. Comprehensive Insect Physiology，Biochemistry and Pharmacology. Vol 8，Oxford：Pergamon Press，1985，353～412

9　Yamashita O，Suzuki K. Role of morphogenetic hormone in embryonic diapause. In：Gupta A P ed. Morphogenic Hormone in Arthropods，Vol 3，New Brunswick.：Rutger Univ. Press，1991，82～128

10　Hasegawa K. Studies on the voltinism in the silkworm，*Bombyx* with special reference to organs containing determination of voltinism. Proc. Jap. Acad. 1951，27：667～671

11　Fukuda S. The production of diapause eggs by transplanting the suboesophageal ganglion in the silkworm. Proc. Jap. Acad. 1951，27：672～676

12　Fukuda S. Function of the pupal brain and suboesophageal ganglion in the production of non- diapause and diapause eggs in the silkworm. Annt. Zool. Jap. 1952，25：149～155

13 Hasegawa K. The diapause hormone of the silkworm, *Bombyx mori*. Nature, 1957, 179: 1 300～1 301
14 吕鸿声. 家蚕化性问题的生化遗传学研究, I. 家蚕化性的内分泌调节机制. 蚕业科学通讯, 1958, (1): 11～22
15 吕鸿声. 家蚕化性问题的生化遗传学研究, II. 滞育激素与呼吸代谢及酶系活动. 蚕业科学通讯, 1959, (4): 192～200
16 吕鸿声. 蚕卵核酸代谢的特点与滞育激素作用的生化机制. 浙江农业科学, 1962, (8): 367～369
17 Isobe M, Hasegawa K, Goto T. Isolation of the diapause hormone from the silkworm, *Bombyx mori*. J. Insect Physiol. 1973, 19: 1 221～1 239
18 Isobe M, Hasegawa K, Kubota I *et al*. Further characterization of the silkworm diapause hormone A. J. Insect Physiol. 1975, 21: 1 917～1 920
19 Imai K, Konno T, Nakazawa Y *et al*. Isolation and structure of diapause hormone of the silkworm, Bombyx mori. Proc. Jap. Acad. 1991, 67: 98～101
20 Yamashita O, Yaginuma T, Hasegawa K. Hormonal and metabolic control of egg diapause of the silkworm, *Bombyx mori*. Entomol. Gener. 1981, 7: 195～211
21 Yamashita O, Isobe M, Imai K *et al*. Serum albumin as an effective carrier for diapause hormone of the silkworm, *Bombyx mori*. Appl. Entomol. Zool. 1980, 15: 90～95
22 Yamashita O, Hasegawa K. Oocyte age sensitive to the diapause hormone from the standpoint of glycogen synthesis in the silkworm, *Bombyx mori*. J. Insect Physiol. 1970, 16: 2 377～2 383
23 Yamashita O, Yaginuma T. Silkworm eggs at low temperature, implications for sericulture. In: Lee R E. and Denlinger D L eds. Insect at Low Temperature, New York: Chapman and Hall Press, 1991, 424～445.
24 Shiomi K, Ishida Y, Ikeda M *et al*. Induction of non-diapause eggs by injection of anti-diapause hormone rabbit serum into the diapause type of the silkworm, *Bombyx mori*. J. Insect Physiol. 1994, 40: 693～699
25 Saito H, Takeuchi Y, Takeda R *et al*. The core and complementary sequence responsible for biological activity of the diapause hormone of the silkworm, *Bombyx mori*. Peptides, 1994, 15: 1 173～1 178
26 Suwan S, Isobe M, Yamashita O *et al*. Silkworm diapause hormone, Structure activity relationships indispensable role of C-terminal amide. Insect Biochem. Molec. Biol. 1994, 24: 1 001～1 007
27 Sato Y, Oguchi M, Menjo N *et al*. Precursor polyprotein for multiple neuropeptides secreted from the SG of the silkworm, *Bombyx mori*: Characterization of the cDNA encoding the diapause hormone precursor and identification of addition peptides. Proc.Natl.Acad.Sci. USA. 1993, 90: 3 251～3 255
28 徐卫华, 佐藤行洋, 山下兴亚. 家蚕滞育激素基因的克隆. 遗传学报, 1995, 22 (3): 178～182
29 Xu W-H, Sato Y, Ikeda M *et al*. Molecular characterization of the gene encoding the precursor protein of DH-PBAN of the silkworm, *Bombyx mori* and its distribution in some insects. Biochim. Biophys. Acta. 1995, 1261: 83～89
30 Sato Y, Nakazawa Y, Menjo N *et al*. A new diapause hormone molecular of the silkworm, *Bombyx mori*. Proc. Jap. Acad. 1992, 68: 75～79
31 Raina A K, Klun J A. Brain factor control of the sex pheromone production on the female corn earworm moth. Science, 1984, 225: 531～533
32 徐卫华. 家蚕滞育激素——信息素合成激活肽基因表达的调节. 中国生物化学和分子生物学学报, 1998, 14 (5): 557～561
33 徐卫华. 昆虫滞育的分子机理, 2. 蛹期滞育激素基因表达与滞育决定. 遗传学报, 1999. 26 (2): (印刷中)
34 Xu W-H, Sato Y, Ikeda M *et al*. Stage-dependent and temperature-controlled expression of the gene encoding the precursor protein of DH-PBAN in the silkworm, *Bombyx mori*. *J*. Biol. Chem. 1995, 270: 3 804～3 808
35 Xu W-H, Zhang Y-Q, Wang Y *et al*. Molecular mechanism of diapause in insect, 1. Expression of diapause hormone gene and incubation temperature in embryonic stage of *Bombyx mori*. Science in China (Series C), 1998. 41 (3): 344～350
36 Pinyarat W, Shimada T, Xu W-H *et al*. Linkage analysis of the gene encoding the precursor protein of DH-PBAN in the silkworm, *Bombyx mori*. Genet.Res. (Cambridge), 1995, 65: 105～111
37 Su Z-H, Sato Y, Yamashita O. Purification, cDNA cloning and Northern blot analysis of trehalase of pupal midgut of the silkworm, *Bombyx mori*. Biochim. Biophys. Acta. 1993, 1 173: 217～224

38 Su Z-H，Ikeda M，Sato Y *et al*. Molecular characterization of ovary trehalase of the silkworm，*Bombyx mori* and its transcriptional activation by diapause hormone. Biochim. Biophys. Acta. 1994，1 218：366～374

39 Ikeda M，Su Z-H，Saito H *et al*. Induction of embryonic diapause and stimulation of ovary trehalase activity in the silkworm，*Bombyx mori*，by synthetic diapause hormone. J. Insect Physiol. 1993，39：889～895

40 Niimi T，Yamashita O，Yaginuma T. Activity of NAD-sorbitol dehydrogenase is caused by biosynthesis of enzyme protein in diapause and non-diapause eggs of the silkworm，*Bombyx mori*. Comp. Biochem. Physiol. 1992，103B：657～661

41 Niimi T，Yamashita O，Yaginuma T. A cold-inducible *Bombyx* gene encoding a protein similar to mammalian sorbitol dehydrogenase. Eur. J. Biochem. 1993，213：1 125～1 131

ADVANCES IN INSECT DIAPAUSE STUDIES

Xu Weihua

（School of Life Science，University of Science and Technology of China，Hefei 230026）

Abstract For most species，diapause is a developmental option and individuals have the capacity to determine whether or not they enter that state by monitoring changes in environmental and internal conditions through the mediation of endocrinological mechanisms. Diapause intervenes in all the major stages of the life cycle，and the egg stage is one of the most suitable stages for diapause.

This paper is a review on insect diapause， with special emphasis on egg diapause in the following areas of research：individual ecology，environmental physiology，endocrinology，biochemistry and molecular biology.

Key words insect，diapause，embryonic stage